Vestnik zoologii, **37**(1): 41–48, 2003

Экология

УДК 631.468(470.43)

ФОРМИРОВАНИЕ ПОЧВЕННОЙ МЕЗОФАУНЫ ПОД ВОЗДЕЙСТВИЕМ РОЮЩИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ В БАЙРАЧНЫХ ДУБРАВАХ ПРИСАМАРЬЯ

А. Е. Пахомов

Днепропетровский национальный университет, пер. Научный, 13, Днепропетровск, 49050 Украина
E-mail: zoolog@mail.dsu.ua

Получено 25 января 2002

Формирование почвенной мезофауны под воздействием роющих млекопитающих в байрачных дубравах Присамарья. Пахомов А. Е. — Приведены материалы, характеризующие воздействие роющей деятельности разных видов млекопитающих — мышевидных грызунов (Cricetidae, Muridae), слепыша обыкновенного (*Spalax microphthalmus*) и кабана (*Sus scrofa*) — на формирование почвенной мезофауны в степных байрачных дубравах Присамарья (Днепропетровская обл., Украина). На основе многолетних исследований (1977–2000 гг.), проведенных на международном биосферном Присамарском стационаре, показано, что под влиянием измененных почвороями физико-химических условий видовое разнообразие мезофауны возрастает на 25–50%, численность животных — на 134–149%, биомасса — на 120–145%. Как общая закономерность проявляется первоначальное уменьшение значений всех показателей. Затем, со старением пороев, происходит возрастание их с последующим затуханием процесса на максимально старых пороях. Отмечается перестройка функциональной структуры почвенной мезофауны (по соотношению трофических групп). Увеличиваются значения всех показателей у сапрофагов, наблюдается умеренное их увеличение у зоофагов и незначительное сокращение у фитофагов, что обусловлено различной продолжительностью цикла развития животных. Общее возрастание численности и биомассы мезофауны составляет соответственно 18,7 экз/м^2 и 3,2 г/м^2 во всей системе. Изменения видового и численного состава, биомассы, а также перестройка функциональной структуры почвенной мезофауны обусловливают повышение общей экологической устойчивости, интенсификацию почвообразовательного процесса и защиту автотрофной части составляющей системы.

Ключевые слова: почвенная мезофауна, почворои, экосистема, видовое разнообразие, биомасса, функциональная структура.

Soil Mesofauna Formation Effected by Mammalia Soil Burrowers in the Ravine Oak Forests of the Samara River Area. Pakhomov O. E. — Materials, characterizing the influence of different mammals (Spalecidae, Suidea, Cricetidea, Muridae) burrowing activity into the soil mesofauna formation in the ravine oak forests located in the Samara River area, have been presented (Dniepropetrovsk region, Ukraine). The mammals burrowing activity effect on the species diversity, number and biomass of the soil mesofauna is characterised on the basis of the long-term investigations performed at the international biosphere Samara River stationary. It has been shown that the physical and chemical conditions changed by the soil burrowers finally cause the mesofauna species diversity increase on 25–50%. The animals total number increases on 134–149% and biomass — on 120–145%. The initial reduction of all indices is manifested as general appropriateness. Later on, the older the burrowed areas become, the more intensive their growth is. Some fading of the process mentioned can be observed as far as the oldest burrowed places are concerned. Soil mesofauna functional structure rearrangement according to the trophic groups classification is noted. Saprophages values increase according to all indices, zoophages heighten moderately, phytophages reduce slightly. The process is challenged by the different length of the animals development cycle. The mesofauna number and biomass increase total efficiency are: 18.7 specimens/m^2 and 3.2 g/m^2 in the whole system. Species number, biomass alterations and soil mesofauna functional structure rearrangement heighten the total environmental stability, intensify the soil formation process and protect the autotrophic part of the whole system.

Key words: soil mesofauna, soil burrowers, ecosystem, species diversity, biomass, functional structure.

Введение

Формирование видового разнообразия животного населения под воздействием различных экологических факторов имеет важное теоретическое и практическое значение. Особенно важно выявление значения тех факторов, которые способствуют сохранению экологического равновесия и определяют сложные биогеоценологические связи, обусловливающие высокую биологическую продуктивность в экосистемах. В этом отношении почвенно-зоологические исследования М. С. Гилярова (1949, 1965) имеют непреложное значение. На основании многочисленных исследований было показано, что изучение комплексов почвообитающих животных может быть с успехом использовано для зоодиагностики почвенного покрова, определения генезиса почв и ее почвообразовательных процессов. Определение особенностей формирования почвенной фауны имеет важное значение для выявления свойств саморегуляции почвы в условиях ее промышленного и сельскохозяйственного загрязнения. Среди многочисленных факторов, обусловливающих формирование видового разнообразия в почвенном сообществе, значительную роль играет роющая деятельность млекопитающих. Под ее воздействием изменяется аэрогидротермический режим почвенного покрова, часто способствующий образованию благоприятных условий для существования и развития всей биоты, в том числе почвенной мезофауны. В связи с этим основной целью настоящей работы явилось изучение воздействия роющей деятельности млекопитающих (нарушение почвенного покрова) на характер формирования численности, биомассы, видового разнообразия и функциональной структуры почвенной мезофауны.

Материал и методы

Исследования проводили на международном биосферном Присамарском стационаре в 1977–2001 гг. В настоящей работе проанализировано влияние роющей деятельности различных видов млекопитающих на видовой и численный состав, биомассу и структуру почвенной мезофауны в условиях байрачных дубрав, расположенных в плакорном участке Присамарья (Новомосковский р-н Днепропетровской обл.) на водоразделе рек Самары и Орели. Основные исследования были проведены в Капитановском байраке, раположенном вблизи с. Надеждовка.

Байрачные дубравы приводораздельно-балочного ландшафта юго-востока степной Украины формируются в условиях экологического соответствия местообитаниям (Бельгард, 1958, 1971). Лесные системы в балках образуются обычно в их верховьях по направлению к устью, преимущественно на склонах северной и западной экспозиций. Тальвег балки от верховья к устью постепенно снижает свои лесорастительные свойства в силу возрастания заболоченности и засоления, что способствует замещению лесных биогеоценозов луговыми, болотными и солончаковыми. Байрачные леса представлены преимущественно насаждениями дубравного типа. Травостой имеет в основном неморальный характер. Основу байрачных лесов составляют дубравы с преобладанием дуба черешчатого и наличием обычных его спутников — широколиственных пород — ясеня обыкновенного, береста, липы мелколистной, клена полевого. Почвы, служащие основой для формирования байрачных дубрав, относятся к транзитной (лесные черноземы различной степени декарбонированности, гумусности, механического состава) и надводно-подводной (преимущественно по тальвегам, где выделяются лугово-лесные, лесо-луговые почвы различной градации гумусности) группам. В верхних склонах балки обычно формируются свежие липо-ясеневые дубравы. В направлении к устьевой части вырастает снытевая бересто-ясеневая дубрава, которая в условиях сырости вытесняется вязо-ясеневой дубравой или вербняком с сырым крупнотравьем.

В Капитановском байраке произрастают липо-ясеневая и пакленово-ясеневая дубравы. Липо-ясеневая дубрава расположена в верхней трети склона северной экспозиции с наличием в древостое до 40% ясеня обыкновенного, по 20% дуба черешчатого и липы мелколистной и по 10% клена полевого и береста. Тип световой структуры — теневой, тип лесорастительных условий — суглинок свежеватый. Травяной покров фрагментарный, где господствуют звездчатка лесная и фиалка удивительная. Лесная подстилка двухслойная, мощностью 1,5–2,0 см. Почва — чернозем лесной, сильнолессированный, многогумусный, средневыщелоченый, тяжелосуглинистый, слабосмытый. Соотношение СГК/СФК — 1 : 1. Пакленово-ясеневая дубрава расположена в средней и нижней части северной экспозиции с преобладанием в древостое клена полевого (до 50%), ясеня обыкновенного (30%), а также дуба черешчатого и липы мелколистной (по 10%). Тип световой структуры и тип лесорастительных условий сходны с предыдущей дубравой. Травяной покров фрагментарный с господством купены многоцветковой, ландыша майского, мятлика лесного. Подстилка сплошная, двухслойная, мощностью до 3 см. Почва — чернозем лесной, лессированный, многогумусный, среднесуглинистый. Соотношение СГК/СФК — 2 : 9.

Объект исследования — сообщества почвенной мезофауны в условиях разновозрастных пороев млекопитающих (*Microtus arvalis, Glethrionomys glareolus, Apodemus sylvaticus, Spalax microphthalmus, Sus scrofa*), предмет исследования — ряд общих параметров населения почвенной мезофауны. Почвенную мезофауну изучали методом раскопок и ручной выборки животных из почвенных площадок размером 0,25 × 0,25 м и глубиной 0,4 м (Фасулати, 1971; Гиляров, 1975; Бызова и др., 1987). Кроме того, изучали также мезофауну в почвенных выбросах (мышевинах, слепушинах) с соблюдением той же методики. Для определения степени воздействия млекопитающих на почвенную мезофауну применяли сравнительный метод — отбор проб производили одновременно в местах их воздействия на

почвы (выбросы, под выбросами) и в контроле (ненарушенном участке почвы), выбранном в идентичных почвенно-растительных условиях и расположенном рядом. В последующем производили расчеты численности животных и биомассы на 1 м^2. Степень видового различия определяли по формуле: İ = 100% — K_y, где İ — степень видового различия, %; K_y — коэффициент видового сходства по Жаккару, %.

Отбор проб производили в шести повторностях. Представленные данные являются результатом обобщения многолетних исследований, подвергнутых статистической обработке (Лакин, 1990). С целью изучения сукцессионных процессов в формировании почвенной мезофауны исследовали свежие (время существования 1–8 мес), годичные (1–2 года) и старые (от 2 до 7 лет) порои слепышей и кабана, а также свежие (1–6 мес) и старые (1–2 года) порои мышевидных грызунов. Порои грызунов разрушаются и нивелируются с окружающей средой на исходе 2-го года их существования, у остальных роющих млекопитающих — до 6–7 лет.

Результаты и обсуждение

Условия обитания почвенной мезофауны определяются физико-химическим режимом в эдафотопе. Под воздействием роющей деятельности млекопитающих резко изменяются физико-химические условия и образуется особый териогенный аэрогидротермический и химический режимы почвы (Гиляров, 1951; Абатуров, 1966, 1968, 1972, 1984; Ходашова, 1967; Булахов, 1973, 1975; Пахомов, 1978, 1980, 1988, 1998). Так, твердость почвы уменьшается в 2,3–17 раз, аэрация лесных почв возрастает на 13–39%. В зоне активной роющей деятельности (в почвенном горизонте до 40 см) образуются воздушные полости объемом 1,7–25,0 м^3/га. В условиях дефицита влаги в степной зоне эта деятельность млекопитающих выступает как важный экологический фактор, компенсирующий жесткость природных зональных условий и оптимизирующий общий режим увлажнения почвы. Под выбросами степень почвенного увлажнения увеличивается на 6,5–23,0%. Поверхностные рыхления почвы кабанами способствуют накоплению и удерживанию в ней влаги, что приводит к увеличению влажности по сравнению с контролем на 6–25% (в зависимости от возраста пороев). Пронизывающая норная сеть способствует более масштабному и глубокому проникновению влаги, увеличивая водопроницаемость на 2,0–3,5%. Роющая деятельность млекопитающих оказывает определенное влияние на термический режим почвенного покрова, образуя особый наноклимат. В местах пороев образуются локальные более стабильные температурные условия.

Роющая деятельность млекопитающих обусловливает вертикальное перераспределение микро- и макроэлементов, способствующее улучшению трофических условий для автотрофов и соответственным образом влияющее на формирование всей биоты. Интенсифицируются процессы гумусообразования: количество гумуса в местах их воздействия возрастает на 10–40%. Кислотность почвы уменьшается, pH возрастает на 6–14%, достигая величины 7,6–8,3.

Масштабы роющей деятельности млекопитающих в степных байрачных дубравах довольно значительны. На 1 га площади в различные годы насчитывают 786–3442 выбросов слепыша и 16 250–65 051 выбросов других видов грызунов. Относительная площадь нарушений почвенного покрова в байрачных дубравах может составлять 6,5%–18%, а в годы массовых размножений грызунов — до 40–60%. В тальвеге байрачных дубрав нарушенная почва составляет 70–80%.

Изменения физико-химического режима почвы оказывают существенное воздействие на формирование почвенной мезофауны. Для различных географических регионов было показано, что под воздействием роющей деятельности возрастает видовое разнообразие почвенной мезофауны и ее количественные показатели (Oloff, 1951; Шарова, Катонова, 1971; Булахов, 1975 а; Полушина, 1975; Токарский и др., 1984; Гусев, 1985; Романова, 1990). Однако в указанных работах проанализированы данные по эффективности воздействия животных лишь непосредственно в местах их жизнедеятельности и нет попытки оценить общую эффективность этого явления для экосистемы.

Проведенные нами исследования свидетельствуют о том, что под воздействием млекопитающих происходит изменение видового состава почвенной мезофауны. В итоге, как правило, видовое разнообразие повышается. Оно возрастает со старением пороя до годичного возраста и в дальнейшем незначительно снижается, однако остается выше, чем в контроле (табл. 1). Так, в свежих пороях слепыша в байрачных дубравах число видов почвенной мезофауны сначала снижается с 13 до 10, но затем в годичных пороях возрастает до 21 вида. В старых пороях их число снижается (до 17 видов). Подобная тенденция отмечается в формировании видового состава почвенной мезофауны и под воздействием мышевидных грызунов. Пороги мышевидных грызунов способствуют возрастанию общего видового богатства мезофауны в байрачных дубравах — от 13 до 15 (20) видов. Роющая деятельность кабана несколько отличается от таковой других видов млекопитающих. Вследствие того, что кабан при рыхлении почвы выбирает средние и крупные зоообъекты в качестве корма, в свежих пороях общее количество видов мезофауны снижается с 12 до 2, т. е. на 83,3%. Но уже через 0,5–1 год на пороях число видов беспозвоночных возрастает до 20 и превышает контрольные показатели на 66,7%. С учетом того, что кабан каждые 2–3 года перерывает почву в тех же местах, количество видов беспозвоночных в старых пороях превышает контроль всего на 25%.

Увеличение показателей видового разнообразия в местах пороев, как правило, происходит на фоне смены видового состава беспозвоночных. Так, в байрачных дубравах отличия в видовом составе мезофауны (табл. 1) в местах пороев в контроле и исходных условиях разных видов млекопитающих составляют 52,0–66,7%. Вследствие нарушения почвенного покрова роющими млекопитающими, количество видов почвенной мезофауны возрастает за счет дождевых червей (*Eiseniella tetraedra* Sav., *Dendrobaena octaedra* Sar.), пауков, кивсяков, литобиид, карабид (особенно *Calosoma inquisitor* L., *Calosoma auropunctatum* Herbst), Scarabidae (*Serica brunnea* L.), Elateridae (*Athous haemorrhoidalis* F., *Melanotus brunnipes* Germ.), Tenebrionidae (*Cylindronotus brevicollis* Kust.), личинок Noctuidae и Diptera.

Таким образом, роющая деятельность млекопитающих представляет собой важный экологический фактор, обусловливающий формирование видового раз-

Таблица 1. Влияние роющей деятельности млекопитающих на видовое разнообразие почвенной мезофауны в липо-ясеневой байрачной дубраве (Капитановский байрак)

Table 1. Influence of mammals' fossorial activity on species diversity of soil mesofauna in a ravine lime-ash and oak forest (Kapitanovsky Gully)

Почворои	Функциональные группы	Контроль	Порой							
			свежий		годичный		старый		интегральный **	
			N *	%	N	%	N	%	N	%
Слепыш	Сапрофаги	5	9	45,4	9	45,4	8	55,6	11	41,5
	Фитофаги	2	1	50,0	3	75,0	2	66,7	4	80,0
	Зоофаги	5	0	100,0	8	37,5	6	62,5	8	37,5
	Вся мезофауна	13	10	64,7	21	45,5	17	63,6	24	52,0
Мышевидные грызуны	Сапрофаги	5	6	65,2	–	–	8	70,0	10	63,6
	Фитофаги	2	2	66,7	–	–	1	50,0	2	66,7
	Зоофаги	5	6	62,5	–	–	4	71,4	6	62,5
	Вся мезофауна	13	14	65,0	–	–	15	64,7	20	62,5
Кабан	Сапрофаги	5	2	60,2	9	45,4	7	50,8	11	60,0
	Фитофаги	2	0	100,0	4	50,0	3	66,7	6	80,0
	Зоофаги	5	1	20,0	8	40,0	5	80,0	8	50,0
	Вся мезофауна	12	2	8,3	20	66,7	15	60	27	66,7

* Количество видов. ** Суммарный показатель, полученный за все время наблюдения пороев.

нообразия почвенной мезофауны, особенно влияющий на образование микростациальных сообществ. При этом наиболее существенные изменения происходят в структуре сообществ за счет увеличения видового богатства важнейших функциональних групп (сапрофагов и зоофагов), обеспечивающих почвообразовательные процессы в эдафотопе.

Наряду с изменением видового состава почвенной мезофауны в местах воздействия млекопитающих, отмечены значительные изменения численности и биомассы беспозвоночных. Так, роющая деятельность слепыша в байрачной дубраве в объеме всего изучаемого почвенного горизонта (0—40 см) и выброса (10—20 см) по сравнению с контролем оказывает значительное влияние на развитие почвенной мезофауны (табл. 2). Общая численность беспозвоночных в свежих выбросах сначала снижается до 75,7% по сравнению с контролем, а затем в процессе их старения идет нарастание численности (в годичных — на 33,6%, в старых — на 57,7%). Биомасса, напротив, сначала повышается (на 45,2%), затем снижается почти до контрольного уровня (на 7,7%) и снова возрастает в старых выбросах до 69,9%. В итоге в старых пороях, которые по соотношению площади значительно превышают свежие и годичные, отмечено увеличение и плотности населения животных, и их энергетической значимости. В различных функциональных блоках эти изменения происходили по-разному. Количественные показатели блока сапрофагов увеличиваются. В разнообразных пороях численность мезофауны постепенно возрастает по сравнению с контролем (соответственно на 2,3; 19,9 и 39,9%). Биомасса в свежих пороях возрастает на 58,5%, в годичных — снижается до контрольного уровня, а в старых — снова резко возрастает — на 82,3%. Блок зоофагов в свежих пороях не обнаружен, в годичных значения его показателей несколько ниже контроля, а в старых пороях численность его представителей возрастает на 103,3%, биомасса уменьшается на 13,6%. Численность фитофагов в свежих и годичных пороях снижается (со-

Таблица 2. Влияние роющей деятельности слепыша и кабана на численность и биомассу почвенной мезофауны в байрачных липо-ясеневых дубравах Присамарья

Table 2. Influence of fossorial activity mole-rat's and wild boar on number and biomass of soil mesofauna in a ravine lime-ash and oak forests of Prisamarie

Функциональные группы	Показатель (Ч — численность, Б — биомасса)	Контроль	Порой					
			свежий		годичный		старый	
			абс. *	отн., %**	абс.	отн., %	абс.	отн., %
			Слепыш					
Сапрофаги	Ч	256,0 ± 27,24	261,9	102,3	306,9	119,9	358,1	139,9
	Б	56,4 ± 7,83	89,4	158,5	54,6	96,9	102,8	182,3
Фитофаги	Ч	48,1 ± 6,91	10,7	22,2	10,0	20,7	10,5	66,7
	Б	1,92 ± 0,39	2,6	134,4	0,5	24,0	0,4	21,9
Зоофаги	Ч	55,9 ± 8,74	0	0	51,9	92,8	113,6	203,3
	Б	5,1 ± 0,61	0	0	3,0	58,1	4,4	86,4
Вся почвенная мезофауна	Ч	360,0 ± 59,10	272,5	75,7	481,0	133,6	567,7	157,7
	Б	63,4 ± 1,22	92,0	145,2	58,5	92,3	107,7	169,9
			Кабан					
Сапрофаги	Ч	256,0 ± 27,24	71,2	27,8	477,7	186,6	363,8	142,1
	Б	56,4 ± 7,83	25,5	45,2	164,7	242,2	88,1	156,3
Фитофаги	Ч	48,1 ± 6,91	10,4	21,7	50,1	104,1	48,0	99,7
	Б	1,92 ± 0,39	0,6	30,7	2,5	128,6	2,2	111,9
Зоофаги	Ч	55,9 ± 8,74	31,9	57,1	103,5	185,1	69,7	124,7
	Б	5,1 ± 0,61	3,1	61,7	7,2	141,4	6,7	131,5
Вся почвенная мезофауна	Ч	360,0 ± 59,10	104,0	28,9	617,4	171,5	441,7	122,7
	Б	63,4 ± 1,22	27,6	43,6	154,3	243,6	84,7	133,6

* Абсолютный показатель средней численности (экз/м^2) и биомассы (г/м^2).

** Процентное соотношение показателя относительно контроля.

Таблица 3. Влияние роющей деятельности мышевидных грызунов на численность и биомассу почвенной мезофауны в байрачных липо-ясеневых дубравах Присамарья

Table 3. Influence of mose-like rodents' burrows on number and biomass of soil mesofauna in a ravine lime-ash and oak forests of Prisamarie

Функциональные группы	Показатель (Ч — численность, Б — биомасса)	Контроль	Порой			
			свежий		старый	
			абс. *	отн., % **	абс.	отн., %
Сапрофаги	Ч	256,0 ± 27,24	654,8	255,8	556,8	217,5
	Б	56,38 ± 7,83	108,9	193,2	119,3	211,6
Фитофаги	Ч	48,10 ± 6,91	59,4	123,5	44,6	92,7
	Б	1,92 ± 0,39	1,1	57,3	2,0	102,6
Зоофаги	Ч	55,9 ± 8,74	130,6	233,7	209,2	374,3
	Б	5,06 ± 0,61	9,6	190,5	6,1	120,8
Вся почвенная	Ч	360,0 ± 59,1	845,3	234,8	810,7	225,2
мезофауна	Б	63,36 ± 1,22	120,1	189,5	127,4	201,1

ответственно на 77,8 и 79,3%), в старых отмечается ее возрастание, но она все же меньше контроля на 33,3%. Биомасса фитофагов первоначально возрастает на 34,4%, затем снижается в годичных пороях на 76,0%, а в старых — на 78,1%. Таким образом, общая численность и биомасса мезофауны в пороях формируется в основном за счет сапрофагов и зоофагов.

Мышевидные грызуны своей роющей деятельностью способствуют увеличению общей численности беспозвоночных более, чем в 2 раза (табл. 3). Значения этого показателя в свежих выбросах резко возрастает (на 134,8%), затем при их старении несколько снижается и превышение над контролем составляет 125,2%. Такая же тенденция прослеживается и для показателей биомассы (соответственно на 89,5 и 101,1%). Функциональный блок сапрофагов по численности проявляет ту же тенденцию (увеличение составляет соответственно 155,8 и 117,5%), в отношении биомассы отмечен постоянный ее рост со старением пороев (на 93,2 и 111,6%). Блок зоофагов по численности постоянно возрастает (на 133,7% и на 274,3%), а по биомассе прирост несколько снижается в старых пороях по сравнению со свежими (увеличение составляет соответственно 90,5 и 20,8%). Общая численность фитофагов в свежих пороях мышевидных грызунов несколько увеличивается (на 23,5%), а со старением пороев она снижается (на 7,3%). Биомасса в свежих пороях, напротив, снижается по сравнению с контролем на 42,7%, а в старых — незначительно повышается (на 2,6%).

Значительное влияние на количественные показатели почвенной мезофауны оказывает рыхление почвы кабаном (табл. 2). Прежде всего здесь проявляется избирательный трофический пресс на мезофауну. В связи с этим в свежих пороях кабана отмечено общее количественное обеднение почвенной мезофауны: ее плотность снижается на 71,1%, а биомасса — на 56,4%. Но уже через 6–8 мес общая численность почвенных животных возрастает на 71,5% по сравнению с контролем, а биомасса — на 143,6%. При старении пороев значения этих показателей несколько снижаются, но остаются довольно высокими. Численность животных возрастает на 22,7%, а их биомасса — на 33,6%.

По-разному отражается влияние пороев кабана на различные функциональные блоки почвенной мезофауны. Для сапрофагов отмечается та же общая тенденция, что и для всей почвенной мезофауны. Численность сапрофагов в свежих пороях снижается на 22,2%, а биомасса — на 54,8%. Со старением пороев их численность по сравнению с контролем возрастает на 86,6%, а в старых уменьшается почти вдвое. Биомасса увеличивается соответственно на 192,2 и 56,3%.

В отношении зоофагов отмечается сходная тенденция, но в несколько меньших пределах. В свежих пороях численность и биомасса почвенной мезофауны по сравнению с контролем снижаются (соответственно на 42,9 и 38,3%).

Затем эти величины в годичных пороях повышаются на 85,1 и 41,4%, а в старых — на 24,7 и 31,5%.

Динамика количественных показателей фитофагов под воздействием почвороев несколько иная. Первоначально в пороях кабана численность фитофагов снизилась на 78,3%, а их биомасса — на 62,3%. Затем со старением пороев ее восстановление идет более медленными темпами, чем в случае зоофагов. В годичных пороях превышение численности по сравнению с контролем составляет всего 4,1%, а в старых пороях — почти выравнивается с контролем. Биомасса фитофагов возрастает соответственно на 28,6 и 11,9%.

Таким образом, роющая деятельность млекопитающих является одним из важнейших естественных экологических факторов в зоогенной динамике почвенной мезофауны. В итоге возрастает численность сапрофагов, что обусловлено двумя причинами: прежде всего, перемешиванием растительных остатков, а во многих случаях и добавлением экскреций; создаются благоприятные условия для их развития в связи со значительным увеличением кормовой базы. Поэтому их численность и биомасса резко возрастают после незначительного депрессивного периода. Численность зоофагов увеличивается согласно общему правилу экологической пирамиды, обусловливающему синхронное развитие в системе хищник—жертва, а также за счет эмиграции в более благоприятные микростации. Кроме того, скорость нарастания численности сапрофагов зависит от длительности цикла развития организмов. Многие сапрофаги (Lumbricidae) проходят короткий цикл развития и, таким образом, более быстро восстанавливают и наращивают численность и биомассу. У фитофагов более продолжительный цикл развития, в силу чего восстановление их численности проходит медленнее. В конечном итоге, роющая деятельность млекопитающих является фактором, сдерживающим массовое развитие животных с длительным циклом развития и менее мобильных (хрущи, щелкуны) и стимулирующим фактором дальнейшего увеличения численности и биомассы быстро развивающихся и более мобильных представителей мезофауны, основу которых составляют люмбрициды, энхитреиды, кивсяки, мокрицы, жужелицы, пауки и др.

Общая эффективность воздействия млекопитающих в экосистеме также значительна (табл. 4). Благодаря их роющей деятельности численность сапрофагов в почве увеличивается на 13,7 экз/м^2 (5,3%), а биомасса — на 3,22 г/м^2 (5,7%). Численность зоофагов в системе возрастает на 5,8 экз/м^2 (1,7%), а биомасса уменьшается на 0,02 г/м^2 (0,2%). Численность фитофагов в целом уменьшается на 0,8 экз/м^2, биомасса — на 0,04 г/м^2 (соответственно на 1,6 и 2,3%).

Таким образом, роющая деятельность млекопитающих является одним из основных естественных экологических факторов, обусловливающих формирование структуры почвенной мезофауны в лесных экосистемах степной зоны Украины: значительно возрастает общее видовое разнообразие, плотность населения и биомасса. Одним из важных моментов является ослабление блока фитофагов, отри-

Таблица 4. Изменение численности и биомассы групп почвенной мезофауны во всей экосистеме в байрачных липо-ясеневых дубравах Присамарья

Table 4. Change of quantitatiy and biomass of soil mesofauna throughout the ecosystem in a ravine lime-ash and oak forests of Prisamarie

Функциональные группы мезофауны	Общая эффективность в системе			
	по численности		по биомассе	
	Δ, экз/м^2	Δ, %	Δ, г/м^2	Δ, %
Сапрофаги	13,67	5,34	3,22	5,71
Фитофаги	−0,77	−1,6	−0,04	−2,25
Зоофаги	5,83	1,65	−0,02	−0,20
Вся мезофауна	18,81	5,39	3,15	4,88

цательно воздействующих на продуктивность системы, и одновременное усиление редуцентного и защитного блоков системы, интенсифицирующих почвообразовательные процессы и сохранение прироста биологической продукции. Механизм воздействия роющей деятельности млекопитающих на почвенную мезофауну обусловлен преобразованием аэрогидротермического режима, изменением химического состава почвы, увеличением массы органического вещества и естественной кормовой базы для многих звеньев почвенных животных, катализацией биохимических процессов и повышением биологической активности почвы за счет роста редуцентной составляющей почвенных сообществ. Интенсификация указанных процессов в итоге приводит к увеличению экологической устойчивости системы, в том числе за счет перестройки функциональных блоков почвенной мезофауны.

Абатуров Б. Д. Влияние роющей деятельности крота (Talpa europaea L.) на круговорот веществ в лесном биогеоценозе // Докл. АН СССР. — 1966. — **166**, № 4. — С. 935–937.

Абатуров Б. Д. Влияние роющей деятельности крота (Talpa europaea L.) на почвенный покров и растительность в широколиственном еловом лесу // Pedobiologia. — 1968. — **8**. — С. 239–264.

Абатуров Б. Д. Деятельность животных-землероев в почвах, ее значение и основные пути изучения // Проблемы почвенной зоологии. — М. : Наука, 1972. — 5 с.

Абатуров Б. Д. Млекопитающие как компонент экосистемы. — М. : Наука, 1984. — 286 с.

Бельгард А. Л. О географическом и экологическом соответствии леса условиям местообитания // Науч. докл. высш. шк. Биология. — 1958. — № 2. — С. 108–111.

Бельгард А. Л. Степное лесоведение. — М. : Лесная пром-сть, 1971. — 336 с.

Булахов В. Л. Характеристика средообразующей деятельности позвоночных в лесах степной зоны юго-востока УССР // Вопр. степного лесоведения. — 1973. — Вып. 3. — С. 117–125.

Булахов В. Л. Влияние роющей деятельности кабана на физико-химические и биогеоценологические свойства почв лесных биогеоценозов // Копытные фауны СССР. — Л. : Наука, 1975 а. — С. 159–161.

Булахов В. Л. Влияние роющей деятельности крота на физико-химические свойства почв лесов степной зоны юго-востока УССР // Проблемы почвенной зоологии. — Вильнюс, 1975 б. — С. 85–87.

Бызова Ю. Б., Гиляров М. С., Дунгер В. и др. Количественные методы в почвенной зоологии. — М. : Наука, 1987. — 188 с.

Гиляров М. С. Особенности почвы как среды обитания и ее значение в экологии животных. — М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1949. — 279 с.

Гиляров М. С. Роль степных грызунов в происхождении полевой почвенной энтомофауны и сорно-полевой растительности // Докл. АН СССР. — 1951. — **76**, вып. 4. — С. 669–671.

Гиляров М. С. Зоологический метод диагностики почв. — М. : Наука, 1965. — 376 с.

Гиляров М. С. Учет крупных почвенных беспозвоночных (мезофауна) // Методы почвенно-зоологических исследований. — М. : Наука, 1975. — С. 12–29.

Гусев А. А. Зоогенные сукцессии почвенных беспозвоночных в экосистемах лесостепи // 9-й Междунар. коллоквиум по почвенной зоологии : Тез. докл. — Вильнюс, 1985. — С. 97.

Лакин Г. Ф. Биометрия. — М. : Высш. шк., 1990. — 352 с.

Пахомов А. Е. Влияние роющей деятельности слепыша на физические свойства почв искусственных лесных насаждений Присамарья // Биогеоценология, антропогенные изменения растительного покрова и их прогнозирование : Тез. докл. 2 Республ. совещ. — К. : Наук. думка, 1978. — С. 122.

Пахомов А. Е. Влияние роющей деятельности грызунов на физико-химические и биоценотические свойства почв степных лесов юго-востока УССР // Грызуны : Материалы 5 Всесоюз. совещ. — М. : Наука, 1980. — С. 365–366.

Пахомов А. Е. Изменение среднесуточного температурного режима почв под воздействием роющей деятельности мышевидных грызунов в степных лесах Украины // Грызуны : Тез. докл. 7 Всесоюз. совещ. — Свердловск, 1988. — С. 129.

Пахомов А. Е. Биогеоценотическая роль млекопитающих в почвообразовательных процессах степных лесов Украины. — Днепропетровск : ДГУ, 1998. — Т. 1. — 232 с.

Полушина Н. А. Роющая деятельность млекопитающих на полонинах Карпат // Роль животных в функционировании экосистем. — М. : Наука, 1975. — С. 119–121.

Романова Г. А. Влияние роющей деятельности грызунов степных ценозов Якутии на распределение беспозвоночных // 5 съезд Всесоюз. териол. об-ва АН СССР : Тез. докл. — М., 1990. — Т. 2. — С. 299.

Токарский В. А., Прудкина Н. С., Солодовникова В. С. О средообразующей роли сурка Marmota bobak (Mull.) в северной степи Левобережной Украины // Проблемы почвенной зоологии. — Ашхабад, 1984. — Кн. 2. — С. 124–125.

Фасулати К. К. Полевое изучение наземных беспозвоночных. — М. : Высш. шк., 1971. — 424 с.

Ходашова К. С. Слепыш в биогеоценозах лесостепи // Структура и функционально-биогеоценотическая роль животного населения суши. — М., 1967. — С. 89–93.

Шарова И. Х., Катонова Л. Н. Жужелицы (Coleoptera: Carabidae) в кротовых норах // Фауна и экология животных : Учен. зап. МГПИ им. Ленина. — 1971. — **465**. — С. 98–104.

Oloff H. B. Zur Biologie und Ecologie Wieldschweines. — 1951. — 248 с.